1–76. — TOMES, C. S. (1904): A manual of dental anatomy. London. — WILKE, F., K. NIGGOL & C. H. FISCUS. (1958): Pelagic fur seal investigations. California, Oregon, Washington and Alaska 1958. U. S. Fish & Wildlife Service, Unpubl. Rep., 96 pp.

Address of the author: Dr. R. M. LAWS, Queen Elizabeth National Park, Uganda, East Africa.

Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus (Phaeomys) brandti* (Radde, 1861)

Freigehege-Versuch

Von HANS REICHSTEIN

Eingang des Ms. 15. 11. 1961

I. Einleitung

1956 nahm Prof. Dr. K. ZIMMERMANN an einer vielmonatigen Forschungsreise nach China teil, die von der Academia Sinica in Peking und der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin gemeinsam getragen wurde. Von hier gelangten außer einem umfangreichen Balgmaterial auch Kleinsäuger lebend nach Deutschland, unter ihnen ein in vieler Hinsicht bemerkenswerter Steppennager, *Microtus (Phaeomys) brandti*. Es stellten sich im Zoologischen Museum Berlin bald Zuchterfolge ein. Von der rasch anwachsenden Nachkommenschaft wurden mir einige Tiere für eigene Untersuchungen an der Biologischen Zentralanstalt Berlin in Kleinmachnow überlassen, wofür ich Prof. ZIMMERMANN großen Dank schulde. Wir züchteten *M. brandti* zunächst im Laboratorium weiter, brachten dann jedoch einige Tiere in einen Freilandzwinger, um sie unter verhältnismäßig natürlichen Bedingungen beobachten zu können. Über Ergebnisse dieser Untersuchungen wird im folgenden berichtet. Für Überlassung von Angaben aus seinen Laboratoriumszuchten habe ich Prof. ZIMMERMANN zu danken. Zu Dank verbunden bin ich auch Prof. HEY und Dr. NOLL, die mir die Durchführung solcher Versuche im oben genannten Institut gestatteten.

II. Verbreitung, Vorkommen, Aussehen

Microtus brandti ist Bewohner der hochkontinentalen, zentralasiatischen Steppengebiete. Er bevorzugt die zusammenhängende Grassteppe und ist vor allem auf den in den Senken der Steppenseen-Gebiete gelegenen Wiesen anzutreffen. Sein Verbreitungsgebiet wird begrenzt durch die Transbaikalische Bahnlinie im Norden, durch den etwa 45. nördl. Breitengrad im Süden. Im Osten geht er bis zum Großen Chingan, im Westen bis zum Changai-Gebirge (OGNEW 1950). Die Versuchstiere stammen aus der Umgegend von Manschuli (Innere Mongolei). *Microtus brandti* neigt zu zyklischen Übervermehrungen und spielt daher in der Weide- und Viehwirtschaft der Mongolei eine tragende Rolle. Der Massenwechselrhythmus hat hier allerdings ein ungewöhnlich langes Intervall: die Übervermehrungsgipfel liegen 11—12 Jahre auseinander (DAWAA 1961). Die Steppenwühlmaus (wie *Microtus brandti* im folgenden bezeichnet wird,



Abb. 1. Microtus brandti im Freigehege vor einem Schlupfloch sitzend. Beachte Scheitelverlauf und Stellung der Augen!

OGNEW spricht nur von Brandts Wühlmaus) ist von gedrungener Gestalt. Die Ohren ragen kaum aus dem Fell. Die KR-Länge Erwachsener schwankt zwischen 118 und 148 mm, der Schwanz macht mit etwa 19—30 mm nur den fünften bis sechsten Teil der Körperlänge aus (OGNEW). Körpergewichte wurden bis zu 84 g registriert (OGNEW und Angaben von ZIMMERMANN). Männchen werden schwerer als Weibchen. Das Sommerhaar unserer Tiere ist auf dem Rücken sandfarben gelblichbraun (zwischen Avellaneous und Wood Brown, pl. XL der RIDGEWAYschen Farbtafeln, nach OGNEW zwischen Pinkish Buff und Cinnamon Buff, pl. XXIX), auf der Bauchseite gelblichweiß bis -grau. Das Winterkleid ist in der Farbe einheitlicher, deutlich heller als das Sommerhaar, mehr aschfarben grau und von seidiger Beschaffenheit.

Auffallendes morphologisches Kennzeichen ist die Schädelform (deutlicher Knick der Scheitellinie) mit den relativ hochgestellten großen Augen (Abb. 1). *Microtus brandti* erinnert hierin an *Cynomys,* die nordamerikanischen Präriehunde, an *Marmota* und *Citellus.* Die Übereinstimmungen betreffen indessen nicht nur Gestalt und Aussehen; es gemahnt unsere Wühlmaus auch im Verhalten an die eben genannten Steppenbewohner: Sie ist tagaktiv, gesellig lebend und zeigt alle damit zusammenhängenden sozialen Verhaltensweisen (Warnruf, Bedürfnis nach Körperkontakt u. a.). Es liegt hier zweifellos ein klassisches Beispiel dafür vor, wie „gleiche Anforderungen der Lebensräume oder der Funktion unabhängig von jeder phylogenetischen Verwandtschaft" (REMANE 1952) zur Ausbildung gleicher „Lebensformtypen" führen können.

III. Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an einer unter ständiger Kontrolle stehenden Freigehege-Population durchgeführt. Der Versuchszeitraum betrug 22 Monate (Mai 1959 bis März 1961). An auswertbarem Material liegen neben den sechs am 15. Mai 1959 eingesetzten Tieren (2 ♂♂, 4 ♀♀) 65 hier geborene (35 ♂, 30 ♀♀) vor. Hinzu kommen zwei aus den Laborzuchten nachträglich eingebrachte Männchen. Die Steppenwühlmäuse wurden während der Vermehrungsperiode wöchentlich zweimal, sonst in 8—14-tägigen Abständen mit Lebendfallen gefangen, gewogen (Tafelneigungswaage mit 0,5 g Intervallen) und die Weibchen auf ihren Fortpflanzungszustand hin untersucht (geöffnete Vagina, Gravidität, gesetzter Wurf). Jungtiere verlassen mit 4—6 g (2—3 Wochen alt) erstmalig den Bau. Sie lösen in diesem Alter die Fallen nur gelegentlich aus. Wir bemühten uns, sie mit der Hand zu greifen, was sich unschwer bewerkstelligen läßt. Alle Tiere erhielten eine individuelle Markierung durch Zehenamputation, die Männchen während der Vermehrungsperiode eine zusätzliche, einheitliche und mit bloßem Auge wahrnehmbare Kennzeichnung durch Felleinschnitte auf dem Rücken. Die Geschlechtsbestimmung erfolgte beim ersten Gefangenwerden nach sorgfältiger Prüfung der äußeren Genitalien. Spätere Korrekturen erwiesen sich als notwendig.

Das Freigehege war begrenzt durch ein 1,5 m hohes, innen verputztes Mauerwerk, das ebenso tief in den Boden reichte. Es wurde nach oben zum Schutze gegen Mäusejäger (Katzen, Greifvögel) durch Maschendraht abgedeckt. Trotzdem wußte sich eine Katze an einer brüchigen Stelle im Draht Zugang zu verschaffen. Ihr fielen zwischen dem 2. und 9. 9. 1960 neun Wühlmäuse zum Opfer. Den stark sandigen Boden des 9 × 12 m großen Zwingers deckte zu Versuchsbeginn eine Grasnarbe, die noch im Verlaufe des ersten Versuchsjahres von den Wühlmäusen völlig abgeweidet wurde. Zugefüttert wurden Kartoffeln, Möhren, Rüben, Äpfel, Eicheln (mit Vorliebe im Herbst eingetragen), Raps, Hafer und Weizen, gelegentlich auch gekeimtes Getreide, Gras und Klee. Im Gehege befanden sich Wildlinge von Birne, Pflaume und Süßkirsche. Die Grundfläche des Freilandzwingers war zum Zwecke besserer Lokalisierung der gefangenen und beobachteten Tiere in Quadratmeter eingeteilt.

IV. Ergebnisse

A. Lebensweise und Verhalten

Microtus brandti lebt in sozialen Verbänden und weicht damit von für Microtinen bisher Bekanntem völlig ab. Er hat Verhaltensweisen entwickelt, die ihn als ausgesprochen soziales Lebewesen kennzeichnen (z. B. Warnruf, Bedürfnis nach Körperkontakt). Vergleichbares finden wir nur noch bei den Marmotini *(Marmota, Cynomys, Citellus)* unter den Sciuromorpha, bei den Chinchillidae *(Lagostomus, Lagidium)* unter den Hystricomorpha, bei *Rattus* und vielleicht auch *Ctenodactylus,* den sog. Kammfingern. Die Übereinstimmungen im Verhalten zwischen der Steppenwühlmaus und dem nordamerikanischen Präriehund, über den King (1955) in einer ausführlichen Arbeit berichtet, sind z. T. so weitreichend, daß man bei der Lektüre dieser Arbeit unwillkürlich an die Steppenwühlmaus erinnert wird. Der Text könnte über weite Strecken für *Microtus brandti* stehen!

1. Bauanlage und Wechselsystem: Steppenwühlmäuse legen unterirdische Baue an, über deren Entstehung wir durch Ognew (1950) und Dawaa (1961) gut unterrichtet sind. Von den einfachen, blind endenden Unterschlupfröhren bis zu den Großbauten gibt es alle Übergänge. Die großen Bauanlagen übertreffen an Kompliziertheit die der einheimischen kleinen Wühlmäuse bei weitem. Man findet in ihnen neben den Nestkammern der Nahrungsspeicherung dienende Hohlräume, die mit max. 18 cm Durchmesser und 120 cm Länge erstaunliche Ausmaße erreichen (Ognew 1950). Bei nach Versuchsende durchgeführten Grabungen im Freigehege wurde ein großer Kessel von fast kugelförmiger Gestalt mit einem Durchmesser von rund 50 cm freigelegt. Seine Sohle lag 65 cm unter der Oberfläche. Er war mit zerschlissenen Blättern und Gräsern, mit Eicheln und Getreide angefüllt, hatte also Vorratskammerfunktion. Daß diese Bauanlage gleichzeitig als Überwinterungsbau diente, erschlossen vielwöchige, unmittelbare Beobachtungen während der kalten Jahreszeit. Auch die Fallenfänge und Laufspuren im Schnee ließen keinen Zweifel darüber aufkommen, daß die Gehegepopulation gemeinsam in einem Bau überwinterte. Schon Ausgang des Sommers wurde durch folgende bemerkenswerte Veränderung im Verhalten der Tiere eine solche Möglichkeit angedeutet. Während im Sommerhalbjahr im ganzen Gehege gegraben wurde, richtete sich von September an die Wühltätigkeit *aller* Tiere in immer stärkerem Maße auf nur *einen* Bau – eben den später freigelegten. Daß hier unterirdische Hohlräume größeren Ausmaßes und damit auch besonderer Funktion entstanden, ließen die ausgeworfenen Sandhaufen erkennen, die täglich an Umfang zunahmen und bald zu einem großen verschmolzen, der von den „normalen" Wühlhaufen merklich abstach.

Mit dem Beginn geschlechtlicher Tätigkeit im Frühjahr verlor der Zentralbau dann

seine Bedeutung. Die Wühlmäuse verteilten sich wieder über die ganze Fläche, richteten alte Baue erneut her oder waren mit der Herstellung neuer beschäftigt.

Die Baue der Steppenwühlmäuse standen durch Laufpfade miteinander in Verbindung; ihre Zahl nahm mit der der Schlupflöcher und dem Alter der Kolonie zu. Mit der Vernichtung des niederen Pflanzenwuchses durch die Gehegebewohner ging zwar ein Verschwinden der augenfälligen Laufstege einher; es hielten indessen die Tiere auch in dem jeder grünen Vegetation baren Gehege bestimmte Laufrichtungen ein – unübersehbar vor allem beim Eintragen von Wintervorräten – die sich selbst auf dem bloßen Sandboden bald als Wechsel manifestierten und besonders in Baunähe nicht zu übersehen waren. Es war den Wühlmäusen aber auch jede andere Stelle des Zwingers bekannt, bewegten sie sich doch überall mit großer Vertrautheit.

2. *Aktivität: Microtus brandti* ist reines Tagtier. Er erscheint bald nach Sonnenaufgang und verschwindet erst wieder in der Dämmerung. Dieser 24-Stunden-Periodik scheint eine zweite, kurzfristigere untergeordnet mit einem Aktivitätsmaximum am Vormittag und einem zweiten am späten Nachmittag. Eine entsprechende Aktivitätsverteilung zeigen nach POPPENHAGER (n. CALHOUN aus EIBL-EIBESFELD 1955) auch nordamerikanische Ziesel *(Citellus tridecemlineatus)*. Nach OGNEW (1950) ist die Steppenwühlmaus „fast den ganzen Tag tätig, mit Ausnahme der heißesten Mittagsstunden . . . Gegen Abend sind sie am lebhaftesten, . . .", was unserer Beobachtung etwa entspricht. Für den ebenfalls ausschließlich tagaktiven *Cynomys ludovicianus* hat KING (1955) eine sekundäre Rhythmik nicht nachweisen können, vermerkt jedoch, daß er „more concentrated feeding efforts just after sunset" glaubt wahrgenommen zu haben.

Die „tägliche Aktivitätsmenge" (OSTERMANN 1956) von *Microtus brandti* ändert sich im Jahresablauf entsprechend der Tageslängen-Abnahme vom Sommer zum Winter und umgekehrt. Sie beträgt in den Wintermonaten nur einen Bruchteil der im Sommer registrierten; man sieht dann lediglich um die Mittags- bis Nachmittagszeit Tiere außerhalb des Baues.

Zu den saisonbedingten Schwankungen der täglichen Aktivitätsmenge treten solche, die vom täglichen Wettergeschehen bestimmt werden. An warmen, sonnenscheinreichen Tagen ist die ganze Population „auf den Beinen", an trüben und kalten Tagen lediglich einige Tiere immer nur für kurze Zeit. Regenwetter vertreibt alle von der Oberfläche. Der aktivitätshemmende Charakter niederer Temperaturen kam überzeugend zum Ausdruck, als mit dem plötzlichen Kälteeinbruch im Winter 1959 (6. Dezember 1959) die Bewegungsaktivität unvermittelt reduziert wurde.

Das Wärmebedürfnis der Steppenwühlmäuse ist außerordentlich hoch. Dafür sprechen die folgenden Befunde. Jungtiere und Halberwachsene vor allem sitzen an schönen Tagen oft minutenlang vor einem Schlupfloch, den Rücken oder eine Körperseite den wärmenden Sonnenstrahlen zugewandt. Und ferner: An kalten aber sonnigen Herbst- und Wintertagen fingen wir *M. brandti* vorwiegend in *den* Fallen, die *nicht* im Schatten der Gehegemauer standen.

3. *Fortbewegung: Microtus brandti* vermag sich auf den relativ kurzen Beinen sehr schnell fortzubewegen. Er steht in dieser Hinsicht der Feldmaus nicht nach. Er ist weniger plump, als sein Habitus vermuten läßt. Ich hatte wiederholt Gelegenheit zu beobachten, wie sich Tiere in einer Gehegeecke hochzustemmen versuchten. Über 30 cm kamen sie jedoch nicht hinaus. Auch die unteren schrägstehenden Partien der Obstbäume wurden erklommen. Im Terrarium gehaltene Tiere erkletterten häufig die aus Draht bestehende Seite des Käfigs und schnellten sich dann mit einem rückwärtigen Salto wieder zu Boden (n. Beobachtungen an ZIMMERMANNschen Zuchttieren). Während der Nahrungssuche kriechen sie langsam schreitend vorwärts, „mit dem Bäuchlein auf der Erde schleifend" (OGNEW), den breiten Körper oft lang ausgestreckt. Bei Gefahr verschwinden sie blitzschnell im Bau. Sich jagende Tiere fallen leicht in

den Galopp und brechen dann aus den Wechseln aus. Diese Wechsel verlieren – wie bereits betont – auch dann nicht an Bedeutung, wenn sie mit dem Verschwinden der niederen Vegetation an Augenfälligkeit einbüßen.

Durch Gefahr zum Aufsuchen des Baues veranlaßte Tiere kommen schon Sekunden später wieder zum Vorschein. Sie erwecken dadurch den Eindruck von außerordentlich neugierigen Geschöpfen und gleichen hierin den Murmeltieren. Das Verlassen des Baues erfolgt in Etappen, erst wird die obere Schädelpartie sichtbar mit den Augen, dann erscheint der Kopf und ruckweise schließlich der ganze Körper. Bevor sie ihrer Tätigkeit erneut nachgehen, verharren sie noch eine Weile halbaufgerichtet im Bauausgang sitzend.

Steppenwühlmäuse halten im Laufen oft inne, um sitzend oder mit halberhobenem Körper zu sichern (Abb. 2). Sie vermögen sich auch völlig senkrecht aufzurichten, frei auf den Hinterpfoten stehend, wobei der kurze Schwanz wohl Stützfunktion hat. Der Kopf wird in der Waagerechten gehalten.



Abb. 2. Microtus brandti sichernd, halbaufgerichtet auf den Hinterpfoten stehend

In eine besondere, stereotyp erscheinende Fortbewegungsweise fallen die Tiere beim Eintragen der Wintervorräte. Es wird hierüber im folgenden Abschnitt berichtet.

4. *Ernährung:* Über die Ernährung der Steppenwühlmäuse sind wir durch Allen (1940) und Ognew (1950) gut unterrichtet. Während der Vegetationsperiode werden in erster Linie grüne Pflanzenteile aufgenommen. In den Wintermonaten leben die Tiere von eingetragenen Vorräten, die sich aus Wurzeln, frischen Kräutern und Gräsern zusammensetzen.

Im Freilandzwinger fiel die grüne Vegetation den Wühlmäusen bereits im ersten Versuchsjahr zum Opfer. Kahlstellen entstanden zunächst um die Schlupflöcher, weiteten sich immer mehr aus und gaben am Jahresende der Gehegefläche das Gepräge. Im Frühjahr des zweiten Versuchsjahres trieben die Gräser zwar wieder aus, wurden aber sofort abgefressen. Ebenso erging es den Unkräutern. Verschont blieb lediglich die Nachtkerze *(Oenothera biennis),* deren Blattrosetten neben vereinzelt entstehenden Moospolstern das einzige Grün ausmachten. Das Verschwinden der niederen Vegetation geht zweifellos auch zu Lasten der regen Wühltätigkeit, sah man doch die Gräser und Kräuter unter den ausgeworfenen Sandhaufen förmlich verschwinden.

Die Nahrungseinverleibung erfolgt bei den Steppenwühlmäusen in der für die meisten Microtinen typischen Weise: Grüne Pflanzenteile werden abgebissen und dann „aus der Hand" verzehrt; andere kleine Nahrungsbrocken (auch noch Eicheln) werden zwischen die Hände genommen und Stück für Stück abgenagt.

Das Anlegen von Futtervorräten ist unter Nagetieren weit verbreitet *(Arvicola, Cricetus* u. a.). Wie wenig indessen im einzelnen hierüber bekannt ist (Umfang und Intensität der Nahrungshortung, umwelt- und erbbedingte Abhängigkeit dieses Verhaltens) geht aus Angaben von Stein (1958) für die Feldmaus hervor. *Microtus brandti* gehört nun – soweit unsere Beobachtungen an der Gehegepopulation gezeigt haben –

zu denjenigen Nagern, die regelmäßig Vorratswirtschaft betreiben. Hierbei ist bemerkenswert, daß die Intensität des Sammeltriebes gegen Mitte bis Ende September beider Versuchsjahre eine außerordentliche Steigerung erfuhr. Jeweils kurze Zeit nach dem Einbringen zusätzlicher Nahrung in Form von Eicheln, Möhrenstücken, Hafer oder Weizen bot sich uns stets das folgende Bild. Zwischen dem Zentralbau und dem Futterplatz entspann sich ein reger Verkehr. Anfangs waren immer nur einige Tiere mit dem Eintragen der Nahrung beschäftigt, bald aber richtete sich darauf die Tätigkeit der ganzen Population. Die Wühlmäuse liefen ungestüm hin und her, sie stürzten förmlich aus dem Bau, hasteten zum Futter, ergriffen ein Stück oder auch mehrere und eilten, wiederum ohne innezuhalten und zu sichern, zum Bau zurück, dabei oft in den Galopp fallend. Schnellere überholten die Langsameren, Entgegenkommende stießen zusammen, weil sich das alles nur auf zwei oder drei Wechseln zutrug. Die Fortbewegung erschien stereotyp. Die Wühlmäuse pendelten hin und her, bis das letzte Nahrungsstück verschwunden war. Wurde das Futter in den vier Gehegeecken geboten, dann liefen die Mäuse sternförmig auseinander. Die Tiere konnten auch dann zum Eintragen von Vorräten — also zu verstärkter Aktivität — veranlaßt werden, wenn die normale oberirdische Aktivität bereits im Abklingen begriffen war (bei Einbruch der Dunkelheit).

5. *Innerartliche Beziehungen:* Im Verlaufe der Freigehege-Untersuchungen über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Microtus brandti* bot sich reichlich Gelegenheit zum Studium der intraspezifischen Beziehungen. Zwar wurden Beobachtungen hierüber mehr gelegentlich als systematisch angestellt, es lassen indessen die vorliegenden Befunde schon jetzt erkennen, daß sich die Steppenwühlmaus in ihrer sozialen Struktur von der aller anderen daraufhin untersuchten Microtinen unterscheidet. *Microtus brandti* lebt in sozialen Verbänden, die weit über das hinausgehen, was bei *Microtus arvalis* als Nestgemeinschaft bekannt geworden ist (FRANK 1953). Zweifellos erfolgt hier wie dort der Zusammenschluß zu einem Verband auf der Grundlage der Mutterfamilie. Während aber die Nestgemeinschaften der Feldmaus nur „kleine Sozialgebilde auf Zeit“ sind (REMANE), die nicht viel mehr als die elementarste Form sozialer Beziehungen darstellen (Mutter-Nachkommenschaft bis zur 2. Generation), bilden die Steppenwühlmäuse umfangreiche soziale Verbände, vergleichbar nur den „coteries“ (KING 1955) nordamerikanischer Präriehunde *(Cynomys ludovicianus)* oder den Kolonien der Alpenmurmeltiere *(Marmota marmota)*, deren Mitglieder sich persönlich kennen (individuell gebundener Verband, Gegensatz: anonym gebundener, KRAMER 1950), jedoch nicht blutsverwandtschaftlich verbunden sein müssen.

Werfen wir im folgenden einen Blick vor allem auf *die* Verhaltensweisen, die *Microtus brandti* als ausgesprochen soziales Tier kennzeichnen.

Als eines der bemerkenswertesten Merkmale der Steppenwühlmaus verdient ihre große Verträglichkeit hervorgehoben zu werden. Die Mitglieder der Population tolerieren einander in hohem Maße. Eine Ausnahme machen lediglich erwachsene Männchen, die sich während der Sexualperiode befehden. Auseinandersetzungen zwischen adulten Weibchen sind dagegen nie beobachtet worden. Ihre uneingeschränkte Beweglichkeit im ganzen Gehege und die völlige Vertrautheit bei Begegnung mit Gleichgeschlechtlichen auch während der Paarungszeit legte frühzeitig die Vermutung nahe, daß *Microtus brandti* zu den ausgesprochen gesellig lebenden Formen zu stellen ist. In dieser Auffassung sind wir im Verlaufe der weiteren Beobachtungen dann auch immer wieder bestärkt worden. Unsere Steppennager gleichen hierin völlig den nordamerikanischen Präriehunden, die in sozialer Gemeinschaft leben und von denen KING (1955) sagt, sie seien „highly tolerable“, ausgenommen auch hier die geschlechtsreifen Männchen während der Paarungszeit!

Ob das Aufgehen im sozialen Verband bei *Microtus brandti* zum völligen Verluste des Individualreviers bei Weibchen mit vielleicht gemeinsamer Jungenaufzucht geführt hat oder ob nicht vielmehr adulte Weibchen doch einen eigenen Bereich bean-

sprudhen, der allerdings ganz auf den Nestraum beschränkt sein müßte, hat sich nicht nachweisen lassen. Für die erste Auffassung spricht, daß sich die Tiere nach gemeinsamer Überwinterung wieder über die ganze Gehegefläche verteilen und überall Baue anlegten, ohne daß allerdings von den einzelnen ganz bestimmte Bezirke innegehalten wurden. Andererseits war nicht zu übersehen, daß die Nestjungen, soweit sie in noch unbeholfenem Zustand an die Oberfläche kamen, stets aus Schlupflöchern im mittleren Gehegedrittel auftauchten. Die Verletzungen, die bei drei adulten Weibchen am Schwanz und Hinterrücken auftraten, dürften andere als Revierstreitigkeiten zur Ursache haben (Auseinandersetzungen mit Männchen während der Sexualperiode).

Daß geschlechtlich aktive Männchen in heftigen Streit geraten, ist dagegen vielfach beobachtet worden. Im Verlaufe solcher Auseinandersetzungen kommt es zu anhaltenden Verfolgungen, zu Beißereien bei Begegnung und erregtem Absuchen des ganzen Zwingers beim Verschwinden des Rivalen. Zu prüfen bleibt, ob hierbei bestimmte Rangordnungsverhältnisse eingehalten werden, in der Form etwa, daß ein Männchen über alle anderen dominiert oder nur eines den Angriffen aller oder lediglich eines ganz bestimmten ausgesetzt ist.

Die soziale Veranlagung kommt überzeugend bereits im Verhalten der eben dem Nest entwachsenen Jungtiere zum Ausdruck. Den anfänglich nur schüchternen Ausflügen an die Oberfläche folgen bald solche in die weitere Umgebung des Baues, und schon nach wenigen Tagen sind die jungen Wühlmäuse im ganzen Gehege „zu Hause" (vergl. hierzu die Gehegeversuche an Feldmäusen, Frank 1954, Reichstein 1960). Sie werden von allen Erwachsenen erkannt und toleriert und genießen völlige Gleichberechtigung. Das deckt sich völlig mit Angaben von King (1955) für die Präriehunde, wonach auch diese Art eine Hierarchie zwischen den Altersklassen vermissen läßt. Die frühe Gleichstellung der Jungtiere hat ihre eigentliche Ursache zweifellos darin, daß ihr Verhalten bald nach dem Selbständigwerden dem der Erwachsenen gleicht: Sie vermögen Männchen zu machen, Warnrufe auszustoßen und tragen auch Futter ein. Erwähnung verdient, daß auch die Jungen der ebenfalls gesellig lebenden Alpenmurmeltiere schon frühzeitig, „nach dem erstmaligen Verlassen des Baues . . . meist das gleiche Verhalten wie Erwachsene zeigen, soweit dies nicht etwa sexueller Natur ist." (Psenner 1960).

Das Zusammenleben in einer Gruppe setzt zwar Aufgabe des individuellen Reviers voraus, bedingt jedoch nicht eine Reduktion des Revierverhaltens schlechthin. Den Trieb zur Arealverteidigung zeigen die sozialen Formen in gleichem Maße wie die solitär lebenden, er ist bei jenen aber auf das gesamte von der Kolonie (Sippe, Rudel) bewohnte Territorium bezogen. Steiniger (1950) hat den Nachweis für die Wanderratte erbracht, King (1955) für nordamerikanische Präriehunde.

Nach Beobachtungen im Freilandzwinger verhalten sich auch Steppenwühlmäuse gegenüber Kolonie-(Revier-)Fremden aggressiv. Von zwei am 7. Juli 1959 nachträglich ins Gehege ausgesetzten Männchen (41 und 44 g Körpergewicht) wurde das eine 10 Tage später tot aufgefunden. Das zweite konnte sich zwar behaupten; blutige Stellen am Schwanz und Hinterrücken und schließlich Schwanzverlust waren jedoch untrügliche Zeichen heftiger Auseinandersetzungen mit Eingesessenen.

Das gegenseitige Erkennen der Koloniemitglieder erfolgt zweifellos auf olfaktorischer Grundlage. Bei Begegnung werden häufig (aber nicht immer) die Nasen- und Mundpartien kurz zusammengebracht (Abb. 3). Diese Art der Kontaktnahme ist unter Nagetieren weit verbreitet, eine besondere Bedeutung dürfte ihr bei sozial lebenden Arten zukommen. Müller-Using (1954) hat Murmeltiere oft beim „Schnäuzeln" beobachtet, King (1955) teilt Entsprechendes für Präriehunde mit. Er bezeichnet dieses Verhalten sehr treffend mit „identification kiss". Es läßt die Existenz eines kolonieeigenen Geruches notwendig erscheinen.

Als ein ganz wesentliches Kennzeichen sozialer Kommunikation haben Warn-

laute zu gelten. Sie spielen im Leben sozialer Tiere eine hervorragende Rolle. Weiten Kreisen geläufig ist der Schrei des Murmeltieres, ein hoher kurzer, pfiffartiger Laut, dessen Bedeutung als Warnruf trotz gegenteiliger Auffassung (Bopp 1955) nicht in Zweifel zu stellen ist (Zimmermann 1955, Müller-Using 1956). Bekannt ist ferner das Pfeifen des Ziesels, das bei Gefahr ertönt und „von allen Tieren der Kolonie verstanden wird". Zur Ausbildung recht differenzierter Warnlaute ist es nach Fitch (aus Bourliere 1954) bei den Kalifornischen Erdhörnchen gekommen, nach King (1955) auch bei den Präriehunden.



Abb. 3. Orale Kontaktaufnahme, „identifikation kiss"

Über eine Lautgebung mit eindeutiger Warnfunktion verfügen nun auch unsere Steppenwühlmäuse. Bedeutung als Warnlaut hat hier ein ganz hoher, metallisch klingender, einmal kurz ausgestoßener Schrei, der alle Koloniemitglieder zu blitzschnellem Verschwinden in die Schlupflöcher veranlaßt. Er wird u. a. ausgelöst durch plötzliches Erscheinen eines Beobachters am Freilandzwinger; schon das rasche Vorzeigen des Kopfes genügt. Warnen können alle Tiere der Kolonie, selbst die noch kleinen mit entsprechend hoher Stimme. Diesem Warnruf folgt oft eine längere Rufreihe, bestehend aus einem hohen kurzen Laut, der in ganz schneller Reihenfolge ausgestoßen wird. Das lautgebende Tier gerät dabei in ein regelrechtes Zittern. Es handelt sich hier zweifellos um einen Erregungslaut, der in modifizierter Form später Warnfunktion erlangt hat. Daß immer nur ein Tier der Kolonie warnt, ist naturgemäß, aber auch die Erregungslaute läßt nur eines hören, nach unseren Beobachtungen stets das warnende.

Eine Lautäußerung nestjunger Steppenwühlmäuse verdient noch mitgeteilt zu werden. Ein Wurf der Zimmermannschen Zuchten reagierte auf Telefonläuten mit einem deutlich wahrnehmbaren Gezwitschere, das an Girlitzgesang erinnerte.

In jüngster Zeit haben Kock und Schomber (1961) Freilandbeobachtungen an *Ctenodactylus gundi,* einem ebenfalls gesellig lebenden Nagetier felsiger Gebiete afrikanischer Trockensteppen, mitgeteilt, woraus zu entnehmen ist, daß auch diese Art bei Gefahr warnt. Warnfunktion hat vor allem wohl ein kurzer, dem blitzschnellen Verschwinden vorausgehender Pfiff, während das als Warnlaut bezeichnete „schlagende, zirpende Pfeifen, welches mit dem Mißtrauen an Lautstärke zunimmt", eher als Erregungslaut zu deuten ist.

Über ein für Microtinen ungewöhnliches Verhalten, das unter gesellig lebenden Nagern jedoch nicht ohne Parallele ist und als weiteres Merkmal hoher sozialer Veranlagung Beachtung verdient, sei im folgenden berichtet. Steppenwühlmäuse halten sich im Ruhezustand nicht nur vereinzelt, sondern auch in engem Körperkontakt auf der Oberfläche auf. Wir haben solche Anhäufungen zahlreicher Tiere auf kleinstem Raume erstmalig am 24. September 1959 um die Mittagszeit beobachtet, wiederholt dann in der Folgezeit. Ich hatte Gelegenheit, am 16. Oktober 1959 fotografische Aufnahmen von mindestens 10 an der nördlichen Gehegewand zu einer regelrechten Kugel aufgetürmten Tieren zu machen. Die dicht beisammensitzenden Tiere verschwanden zwar bei meinem Einstieg ins Gehege nach kurzem Warnpfiff blitzartig in den Bauen, tauchten jedoch bald wieder auf (die ersten schon nach 30 Sekunden) und krochen unmittelbar vor meinen Augen (Entfernung etwa 5 m) an der gleichen Stelle, die sie kurz vor-

her verlassen hatten, erneut zu einem dichten Knäuel zusammen, wobei die später erscheinenden auf die bereits dasitzenden hinaufzukriechen trachteten (Abb. 4). Entsprechende Angaben liegen auch für Präriehunde und Murmeltiere vor. Bei King (1955) lesen wir über *Cynomys ludovicianus:* „The animals frequently rest outside the burrows while they are in physical contact with each other." Und von *Marmota marmota* weiß Müller-Using (1954) zu berichten, „. . . daß die Tiere . . . stundenlang in engstem Kontakt beieinander liegen; auch adulte Stücke tun das".

Diese taktile Kommunikation ist zweifellos Ausdruck einer starken „attraction mutuelle" (Grassé aus Tembrock 1956), die sekundär ökologische Bedeutung erlangt hat (Wärmehaushalt).

In den Kreis sozialer Verhaltensweisen ist schließlich auch das gemeinsame Anlegen des Überwinterungsbaues zu stellen. Es richtet sich — wie weiter oben bereits mitgeteilt — von einem bestimmten Zeitpunkte an (etwa nach dem Heranwachsen des letzten Wurfes) die Wühltätigkeit aller Tiere auf nur einen Bau, der dadurch bald erhebliche Dimensionen erreicht und im folgenden der Nahrungsspeicherung ebenso dient wie dem gemeinsamen Aufenthalte während der Wintermonate. Was die Wühlmäuse veranlaßt, an nur einer Stelle zu graben, lohnte eine Nachprüfung in eingehenderen Versuchen. Wir können vorläufig mit Tinbergen (n. Tembrock 1956) nur annehmen, daß ein Trieb vorhanden ist, der die Angehörigen einer Art veranlaßt, „einige oder alle Instinkthandlungen . . . in nahem Beisammensein zu vollziehen".



Abb. 4. Mikrotus brandti in engem Körperkontakt auf der Erdoberfläche an der Gehegemauer (Okt. 1959)

Das Thema Innerartliche Beziehungen ist mit einer Darstellung der Beziehungen zwischen Individuen einer Sozietät nicht erschöpft. Es hätten Ausführungen zu folgen über Beziehungen, die zwischen den Angehörigen verschiedener sozialer Verbände gegeben sind. Wir vermögen hierüber nichts auszusagen, da es im Freilandzwinger zur Bildung nur einer Kolonie gekommen ist. Immerhin besteht Grund zur Annahme, daß zwischen den sozialen Verbänden von *Microtus brandti* Verhältnisse entwickelt sind, die denen von King (1955) für die „coteries" einer „prairiedog-town" beschriebenen zumindest in großen Zügen gleichen (deutliche Revierbegrenzung, Überwechseln von geschlechtsreifen Männchen u. a.).

B. Fortpflanzungsleistung

Werfen wir im folgenden einen Blick auf die Reproduktionsleistung. Im Schrifttum finden sich nur spärliche Angaben (Allen 1940, Ognew 1950). Die maximale Wurfgröße wird mit 12 beziffert. Mitte Mai tauchen die ersten Jungtiere auf (was auf einen Fortpflanzungsbeginn Ende März schließen läßt), die letzten werden im Juli gefangen. Mindestens 2—3 Würfe pro Weibchen und Jahr werden für möglich gehalten (Ognew), nach Allen „appear to be two broods of young". Ognew spricht von zwei Vermehrungszyklen (im Frühjahr und Herbst). Sehen wir uns dazu die Ergebnisse der Gehegeversuche an.

1. Fortpflanzungsdauer: Als Fortpflanzungsperiode wird der Zeitraum zwischen dem ersten Auftreten von Weibchen mit perforierter Vagina und dem letzten Wurfe definiert. Die Geschlechtsaktivität setzte in beiden Versuchsjahren früh ein, 1960 zwischen dem 12. und 19. Februar (am 12. Februar noch kein Weibchen mit Vaginalperforation, am 19. Februar drei; am 18. Februar erste Paarungen beobachtet), 1961 ebenfalls in der zweiten Februardekade, zwischen dem 13. und 22. Februar. Entsprechend fielen die ersten Würfe: im ersten Jahr zwischen dem 11. und 15. März, im zweiten noch vor Mitte des gleichen Monats.

Unterschiedlich war dagegen der Termin der Fortpflanzungseinstellung. 1959 gebaren von fünf adulten Weibchen noch vier in der ersten Augustwoche, 1960 noch zwei von sieben adulten bereits in der letzten Julidekade, genauer zwischen dem 23. und 26. Juli. Ob hier ein Zusammenhang zwischen dem Vermehrungsabschluß und der Populationsdichte besteht, wie er für eine Reihe von Microtinen nachgewiesen werden konnte (Clarke 1955, Kalela 1957, Pelikan 1959, Reichstein 1960), läßt sich wegen zu geringen Materialumfanges nicht entscheiden. Erwähnt sei immerhin, daß im Jahre früher Einstellung der Fortpflanzung im Juni (Juli) 24 (22) subadulte bis adulte Wühlmäuse das Gehege bewohnten, im Jahre davor (1959) mit der längeren Sexualperiode dagegen nur 4 (5)!

Die Fortpflanzungsperiode von *Microtus brandti* umfaßt unter unseren Breiten also einen Zeitraum von 4 bis 5 Monaten. Das entspricht sicher den natürlichen Verhältnissen, werden doch in der Mongolei schon im August keine Jungtiere mehr gefangen.

2. Wurfgröße: Für Wurfgrößenangaben stehen lediglich Ergebnisse der Zimmermannschen Zuchten zur Verfügung. Aus 22 Würfen ergibt sich ein mittlerer Wert von 5,0. Er liegt damit über dem bei *Microtus arvalis* gefundenen. Auf der Grundlage repräsentativen Materials errechnet sich hier ein Mittel von 4,2 (Reichstein 1960). Wurfgrößenermittlungen an Gehegematerial stoßen auf Schwierigkeiten; um die Nester freizulegen, sind Grabungen erforderlich, die aus verschiedenen Gründen unterblieben. Nun kommen zwar die Jungtiere bereits mit knapp 3 Wochen an die Oberfläche, ihre Zahl repräsentiert jedoch nicht die der Geborenen, da ein Teil der Nestjungen der Säuglingssterblichkeit zum Opfer fällt. Es kann dafür ein unmittelbarer Beweis nicht erbracht werden. Daß jedoch mit z. T. erheblichen Verlusten unter den Säuglingen auch hier gerechnet werden muß, steht nach Untersuchungen an zahlreichen anderen kleinen Nagern außer Zweifel (Parkes 1923, Ranson 1941, Wijngaarden 1954 u. a.). Wir sind geneigt, die folgenden Befunde ebenfalls nach dieser Richtung hin zu deuten.

Im Verlaufe zweier Vermehrungsperioden wurden im Freilandzwinger mindestens 20 Würfe gesetzt. Bei Annahme einer durchschnittlichen Wurfgröße von 5 (s. oben)[1] sind das einhundert Nachkommen. Von uns markiert wurden aber nur 65. 35 der angenommenen 100 Nestjungen sind also vor dem erstmaligen Verlassen des Baues gestorben. Diese Zahl ist nicht als ausnehmend hoch anzusehen (35 %), wie ein Vergleich mit den Daten aus Feldmauszuchten lehrt: Von 2709 Geborenen sind bis zum Alter von 4 Wochen 29,5 % gestorben (Reichstein 1960).

In den *Microtus brandti*-Zuchten im Berliner Museum wurden maximal 8 Junge gesetzt. Eine obere Grenze stellt dieser Wert sicher nicht dar; es sind — wie bei anderen Microtinen — im Extremfalle 11 bis 12 Nachkommen in einem Wurfe zu erwarten.

3. Wurfzahl und Wurfintervall: Über die Zahl der je Weibchen im Verlaufe einer Fortpflanzungsperiode gesetzten Würfe sind wir bei allen Wühlmäusen noch immer ungenügend unterrichtet. Dieser Mangel wird verständlich, wenn man bedenkt, daß solche Daten nur auf dem Wege über das Markierungsverfahren zu erlangen sind (mark-and-release-trapping). Für unter Freigehegebedingungen lebende Feldmäuse haben sich bisher maximal 4 (5?) Würfe, für Freilandtiere 3 nachweisen lassen. Wie

[1] Wir sind befugt, für Freilandtiere eine gleich hohe Wurfgröße wie für Laboratoriumstiere anzunehmen (Reichstein 1960).

sich die Verhältnisse bei den Steppenwühlmäusen gestalten, kann nur am Beispiel einer Vermehrungsperiode, der des Jahres 1960, dargestellt werden.

Höchstleistungen hinsichtlich Wurfzahl sind — ganz allgemein gesprochen — nur von den überwinterten Weibchen zu erwarten, da allein sie wegen frühestmöglichem Fortpflanzungsbeginn eine maximale Ausschöpfung dieser Seite des Reproduktionspotentials gewährleisten, vorausgesetzt immer ein Überleben der Sexualperiode. Nur 5 der 30 Weibchen unserer Gehegepopulation erfüllen diese Voraussetzung, sie haben den Winter 1959/60 überstanden und auch das Ende der Fortpflanzungsperiode 1960 erreicht. Von dreien dieser fünf Tiere (♀♀ Nr. 7, 20, 21) sind nun je 4 Würfe gesetzt worden, ein fünfter mit großer Wahrscheinlichkeit von Weibchen 20. Es handelt sich hier zweifellos um eine Höchstleistung, die der bei *Microtus arvalis* gefundenen entspricht. Höhere Werte sind wegen der Kürze der Vermehrungsperiode auch im Freilande nicht zu erwarten. Zwei der überwinterten 5 Tiere (♀♀ 29, 32) haben nur je einmal geworfen (am Anfang der Sexualperiode), obwohl beide bis zum Ende dieser Periode lebten.

Aus diesen sehr bescheidenen Daten (1 x 5 Würfe, 2 x 4 Würfe, 2 x 1 Wurf), denen kaum mehr als orientierender Charakter zukommt, errechnet sich eine mittlere Wurfzahl von drei je Weibchen und Fortpflanzungsperiode. Nun sind Höchstleistungen zwar von theoretischem Interesse, das populationsdynamische Geschehen wird jedoch durch die Leistungen aller an der Vermehrung beteiligten Weibchen bestimmt, also auch derjenigen, die im Verlaufe der Fortpflanzungsperiode geboren werden oder noch vor ihrem Ablaufe sterben. So sind z. B. von den März-Geborenen noch höchstens 3 Würfe im gleichen Jahre, von den April-Geborenen noch zwei zu erwarten usw. Tatsächlich haben die im März/April gesetzten Weibchen unserer Population maximal nur noch 2 Würfe zur Welt gebracht, die im Mai gesetzten zum Teil noch einen. Die im Juni geborenen Tiere sind im gleichen Jahre nicht mehr zur Fortpflanzung gelangt. Bei Berücksichtigung aller während der Vermehrungsperiode 1960 lebender adulter Weibchen (Körpergewicht über 30 g) ergibt sich nun das folgende Bild. 1 Weibchen = keinmal geworfen, 5 Weibchen = einmal geworfen, 3 Weibchen = zweimal geworfen, 2 Weibchen = viermal geworfen und 1 Weibchen = fünfmal geworfen. Insgesamt wurden von 12 Weibchen also 24 Würfe gesetzt, was einer mittleren Wurfzahl von zwei je Weibchen entspricht.

Maßgeblichen Einfluß auf die Zahl der Würfe im Verlaufe einer Sexualperiode hat das Wurfintervall, d. h. der Abstand zwischen jeweils zwei aufeinander folgenden Würfen. Je kürzer dieses Intervall, um so höher die mögliche Wurfzahl. Da Steppenwühlmäuse drei Wochen trächtig gehen, können die Würfe in diesen Abständen einander folgen, vorausgesetzt immer eine Paarungsbereitschaft unmittelbar nach dem Werfen (post-partum-copula). Daß eine solche Bereitschaft bei *Microtus brandti* tatsächlich vorliegt, lassen die Ergebnisse der Gehegeversuche klar erkennen. In Abb. 5 sind die Gewichtskurven von 6 Weibchen der Vermehrungsperiode 1960 dargestellt, die mindestens zweimal geworfen haben. Die Kurvenmaxima zeigen jeweils eine Gravidität an. Man erkennt, daß von den 12 hier aufgezeichneten Wurfintervallen 9 (= 75 %) eine Zeitspanne von nur ca. 3 Wochen umfassen. Lediglich zwischen drei Würfen liegt ein längeres Intervall. Sieht man das mittlere kleine Maximum bei Weibchen 20 als Graviditätsgipfel an, dann verringert sich die Zahl der längeren Wurfabstände auf sogar nur zwei. Und Weibchen 20 hätte in sog. pausenloser Folge fünf Würfen das Leben geschenkt.

Kontinuierliche Wurffolge, also Konzeption im Verlaufe des dem Wurfe folgenden Östruszyklus, ist nun für eine ganze Reihe von Microtinen nachgewiesen (Lit. s. Asdell 1946 u. Reichstein 1960), in jüngster Zeit durch Dieterlen (1961) auch für die Stachelmaus *(Acomys)*. Ein Weibchen seiner Laborzucht hat in ununterbrochener Folge 12mal geworfen! Als Höchstleistung bei *Microtus arvalis* verdient ein Weib-

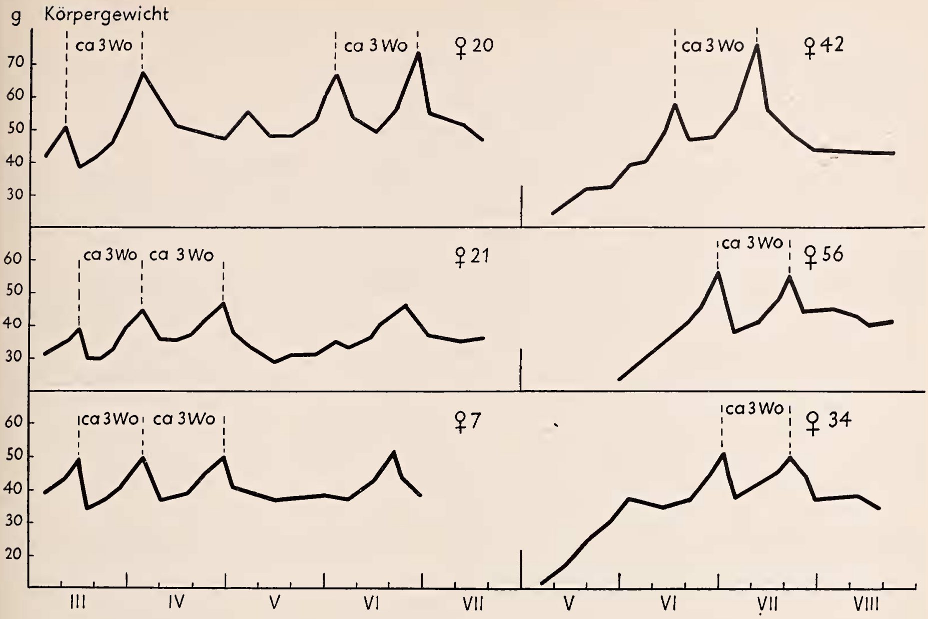


Abb. 5. Wurfintervalle (gemessen am Graviditätsgipfel) bei 6 Weibchen von *Microtus brandti*

chen der Zucht Franks genannt zu werden, das in Abständen von durchschnittlich 22 Tagen 33 Würfe zur Welt brachte (Frank 1956). Zur Wurffolge bei *Clethrionomys glareolus* bemerken Brambell und Rowlands (1936): "It is probable that the majority of animals become pregnant again at the post-partum-oestrus." Daß auch *Microtus brandti* hierzu befähigt ist, kann nach obigen Ausführungen als erwiesen gelten.

4. *Geschlechtsreifebeginn. a. Weibchen:* Für die Feldmaus gelang Frank (1956) der Nachweis der Fortpflanzungsreife schon im Säuglingsalter. Extrem frühe Paarungsbereitschaft ist unter Microtinen nun weiter verbreitet, als bisher angenommen wurde. Nach DeCoursey (1957) ist *M. pennsylvanicus* bereits im Alter von 2 Wochen geschlechtlich aktiv. Greenwald (1956) fand im Uterus eines erst 14 Tage alten Weibchens von *M. californicus* Spermien, woraus auf Paarungsbereitschaft auf seiten des Weibchens geschlossen werden muß. Für *M. agrestis* kann der Nachweis einer Frühreife ebenfalls als erbracht gelten (Stein 1950, Reichstein 1959). Weitere Beispiele ließen sich anführen (s. Asdell 1946). Zu den Nagern mit ausgesprochen früher Paarungsfähigkeit ist nun auch die Steppenwühlmaus zu stellen. Zwei Weibchen wurden bereits im Alter von nur reichlich drei Wochen mit geöffneter Vagina angetroffen, ein drittes im Alter von etwa 4 Wochen. Den jeweils ersten Wurf brachten die Weibchen 7 und 12 (Wurfgeschwister) mit rund 8 Wochen zur Welt (geb. ca. 4. 6. 1959, geworfen ca. 1. 8. 1959). Weibchen 43 hat einen ersten Wurf im Alter von 11 bis 12 Wochen gesetzt. Im übrigen gilt für den Eintritt der Geschlechtsreife unter Freilandverhältnissen bei *Microtus brandti* das bereits für eine Reihe von Microtinen Nachgewiesene: Frühe Sexualreife im weiblichen Geschlecht ist nur bei den Individuen zu erwarten, die in der ersten Hälfte einer Vermehrungsperiode geboren werden. Die Mitte Juni und später gesetzten bleiben dagegen ausnahmslos bis zum Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode (am Anfang des folgenden Jahres) geschlechtlich inaktiv. Folgende Zahlen mögen das unterstreichen.

Von den zwischen März und Anfang Juni gesetzten 12 Weibchen unserer Population wurden noch sechs im Jahre der Geburt gravid. Von den Anfang Juni und später geborenen 19 Weibchen gelangte dagegen keines mehr zur Vermehrung! Diese Tiere stehen beim Eintritt in die Fortpflanzungsreife am Anfang des folgenden Jahres bereits in einem Alter von mindestens 6 Monaten.

b. Männchen: Der Nachweis der Fortpflanzungsreife am lebenden Tier stößt hier, wegen unerläßlicher histologischer Untersuchungen, auf erhebliche Schwierigkeiten. Als Kriterium für Sexualreife gilt die Anwesenheit reifer Spermien in der Cauda epididymis. Darüber läßt sich aber nur am toten Tiere befinden.

Nun haben Untersuchungen vor allem an *Clethrionomys rufocanus* (Kalela 1957) und *Microtus arvalis* (Reichstein 1960) gezeigt, daß auf den Fortpflanzungszustand im männlichen Geschlecht bedingt aus dem Körpergewicht geschlossen werden kann. Bleiben die Körpergewichte der Männchen im Jahre der Geburt unter der 22- bis 24-g-Grenze, dann liegt keine Sexualreife vor. Das trifft nach bisherigen Feststellungen für alle in der zweiten Hälfte einer Vermehrungsperiode geborenen Rötel- und Feldmäuse zu. Lediglich die aus der ersten Hälfte stammenden Tiere erreichen noch im gleichen Jahre höhere Gewichte, wahrscheinlich als Folge einer mit dem Geschlechtsreifeeintritt verbundenen Wachstumsstimulation.

Eine entsprechende Gliederung in zwei Gewichtsklassen lassen nun auch — wie ein Blick auf Abb. 6 lehrt — die Männchen der Steppenwühlmaus erkennen. Die im April geborenen erreichen schon im 4. Lebensmonat (Juli) ein Durchschnittsgewicht von mehr als 40 g (max. 48 g), alle später gesetzten überschreiten dagegen im Jahre der Geburt die 30-g-Grenze nicht oder nur gelegentlich und geringfügig. Wir haben allen Grund, die zuletzt genannten (analog den Rötel- und Feldmäusen) als nicht fortpflanzungsfähig anzusehen. Der exakte Nachweis bleibt natürlich histologischen Untersuchungen vorbehalten. Für die am Anfang der Vermehrungsperiode geborenen Männchen darf dagegen als erwiesen gelten, daß sie schon im frühen Alter — also noch im Geburtsjahre -- paarungsfähig sind. Dafür spricht der folgende Befund. Das letzte der überwinterten geschlechtsreifen Männchen (1959/60) starb Mitte April 1960. Ende Juni/Anfang Juli haben jedoch mindestens zwei Weibchen geboren, was die Gegenwart zeugungsfähiger Männchen voraussetzt; diese können ausschließlich den Frühjahrswürfen entstammen.

Für den Beginn der Fortpflanzungsreife im männlichen Geschlecht ergibt sich damit das bereits für die Weibchen gezeichnete Bild: Frühe Vermehrungsfähigkeit nur bei am Anfang der Sexualperiode geborenen Individuen; schon die dem Anfang Juni entstammenden bleiben bis zum folgenden Jahre geschlechtlich inaktiv.

Abschließend sei auf einen zwischen den Geschlechtern bestehenden Unterschied hinsichtlich des Beginns der Paarungsfähigkeit hingewiesen. Während die Weibchen der Ende Mai/Anfang Juni-Würfe noch im gleichen Jahre zur Fortpflanzung kamen, verharrten die Männchen aus den gleichen Würfen bis zum Beginn der nächsten Sexualperiode im Zustand geschlechtlicher Inaktivität. Solche Unterschiede zwischen den Geschlechtern sind auch bei einer Reihe anderer Microtinen die Regel (Kalela 1957, Stein 1958 u. a.)

C. Körperwachstum

Unsere Vorstellungen vom Körperwachstum (gemessen immer an der Gewichtszunahme) wildlebender Kleinsäuger als einem mehr oder weniger gleichförmig verlaufenden Prozeß mit anfänglich rascher, allmählich jedoch immer geringer werdenden Gewichtsvermehrung bedurften in jüngster Zeit insofern einer Korrektur, als mehrfach nachgewiesen worden ist, daß die Wachstumskurve unter bestimmten Umständen diskontinuierlich verläuft. Einer raschen nachgeburtlichen Gewichtszunahme, die bis

zu einer ganz bestimmten, artlich jedoch unterschiedlichen Körpergröße führt, folgt eine Periode relativer Wachstumsruhe (Wachstumsstagnation), der sich im Spätwinter bis Frühjahr des folgenden Jahres eine zweite Wachstumsphase anschließt (Wachstumsschub der Adoleszenz), in deren Verlauf erst die Körperendgewichte erreicht werden.

Einen ersten Hinweis in dieser Richtung verdanken wir BRAMBELL und ROWLANDS (1936), die von sprunghafter Gewichtserhöhung im Frühjahr bei *Cl. glareolus* berichten. WRANGEL (1939) hat diesen Befund an deutschen Rötelmäusen bestätigt. Die Untersuchungen vor allem des letzten Jahrzehnts an einer Reihe weiterer Microtinen (CHITTY 1952, BROWN 1952, REICHSTEIN 1959 an *M. agrestis,* WASILEWSKI 1956, KARASEWA et al. 1957 an *M. oeconomus,* BASCHENINA 1953, FRANK 1954, FRANK u. ZIMMERMANN 1957, BECKER 1958, WIJNGAARDEN 1960 und REICHSTEIN 1960 an *M. arvalis,* MANNING 1956 an *Cl. glareolus* und KALELA 1957 an *Cl. rufocanus)* haben immer wieder zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt: Einer Periode raschen Jugendwachstums folgt eine solche relativer Wachstumsruhe, der sich im Frühjahr des nächsten Jahres eine zweite Wachstumsphase anschließt. Auch die Steppenwühlmäuse fügen sich in dieses Schema. Sehen wir uns kurz ihre Wachstumsverhältnisse an.

1. Das Körperwachstum der Steppenwühlmaus verläuft diskontinuierlich. 2. Es sind zwei Wachstumsphasen gegeben, die durch eine Periode relativer Wachstumsruhe getrennt sind. Die erste Phase fällt in die Zeit unmittelbar nach der Geburt, die zweite liegt am Anfang des darauffolgenden Jahres. 3. Die im Frühjahr gesetzten Tiere erreichen im Geburtsjahre höhere Körpergewichte als die später geborenen. 4. Der Wachstumsschub am Anfang des zweiten Kalenderjahres liegt bei den Männchen im Januar, bei den Weibchen im Februar. Es eilen die Männchen den Weibchen im Wachstum also voraus.

Eine grafische Darstellung dieser Befunde bringt Abb. 6. Eine Deutung der Wachstumszyklen ist im Rahmen einer Darstellung des Körperwachstums bei der Feldmaus bereits erfolgt (REICHSTEIN 1960). Danach gilt es, von vornherein jeden Versuch zu verwerfen, die Schwankungen im Körperwachstum bei den Microtinen mit Nahrungsmangel im üblichen Sinne in Verbindung zu bringen (z. B. BASCHENINA 1953), fällt doch der Beginn der Wachstumsruhe in eine Periode ausreichenden Nahrungsangebots (August/September). Auch die rasche Gewichtszunahme am Jahresanfang läßt sich schwerlich mit verbessertem Nahrungsangebot in Verbindung bringen, da der Beginn erneuten Körperwachstums mitten im Winter liegt. Mehr Wahrscheinlichkeit beanspruchen Erwägungen, die Änderungen im Wuchstempo saisonal bedingten Änderungen der Nahrungs*qualität* zur Last zu legen. Tatsächlich konnten jahreszeitlich bedingte Schwankungen in der Zusammensetzung pflanzlicher Eiweißkörper nachgewiesen werden (BONNER 1950, HOFFMANN 1958). Eingehende Darstellungen im Zusammenhange mit dem Körperwachstum kleiner Nager stehen jedoch noch aus.

Wir glauben uns im Anschluß an Ergebnisse hormonphysiologischer Untersuchungen vor allem an Laborratten *(Rattus norvegicus)* zu der Auffassung berechtigt, daß die Wachstumszyklen bei *Microtus brandti* und den anderen Microtinen der unmittelbaren Steuerung durch endokrine Drüsen unterliegt. Eine Zentralstellung kommt dabei dem Hypophysenvorderlappen zu. Er ist Bildungsstätte für das somatotrope Hormon, ein spezifisches Wachstumshormon, dessen charakteristische Wirkung in einer Steigerung des Eiweißansatzes und damit einer Vermehrung der Körpersubstanz besteht. Unter seinem Einfluß vollzieht sich das Säuglings- und Jugendwachstum (1. Wachstumsphase). Daß die von ihm ausgehende Wachstumsstimulation als zeitlich begrenzt aufzufassen ist, bekundet der nach Erreichen eines bestimmten Körpergewichtes einsetzende Wachstumsstillstand (Männchen bei etwa 25—31 g, Weibchen bei etwa 20—25 g). Erst am Anfang des zweiten Kalenderjahres setzt das Körperwachstum erneut ein. Diese zweite Wachstumsphase steht nun offenbar in engem Zusammenhange mit dem Eintritt der Geschlechtsreife. Der Wirkungsmechanismus kann

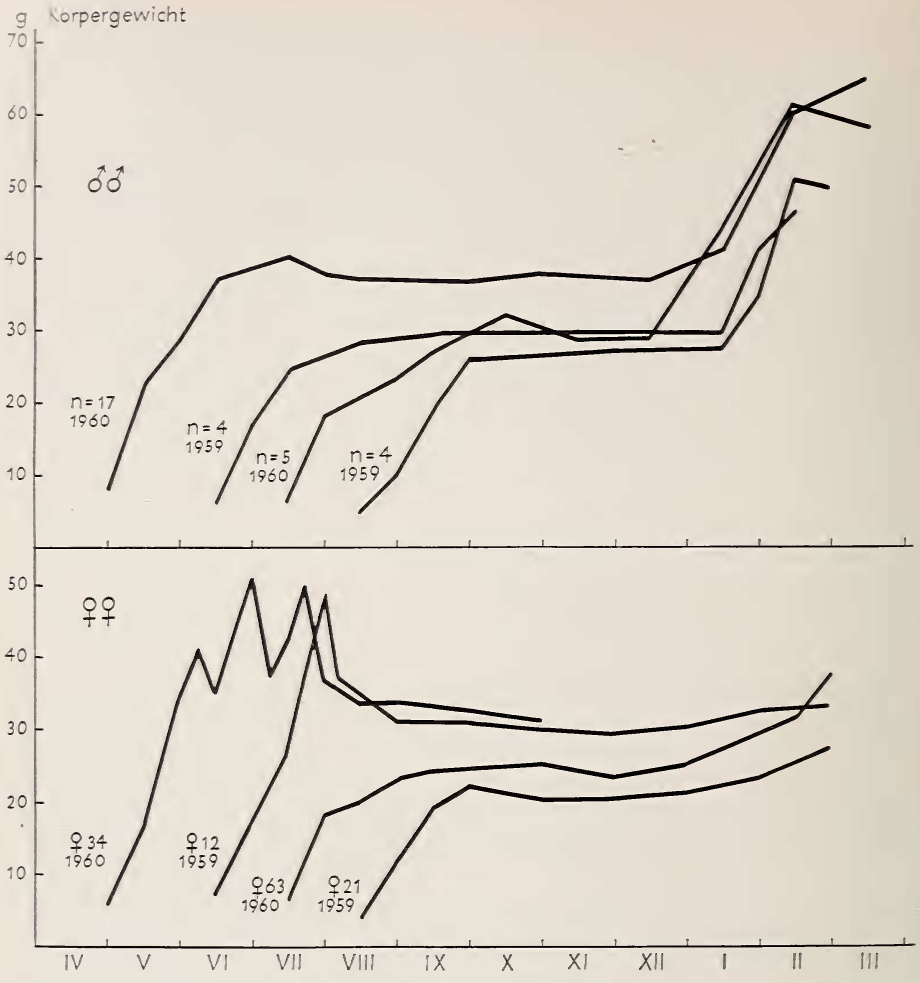


Abb. 6. Das Gewichtswachstum von *Microtus brandti;* oben: Männchen, Durchschnittswerte von 30 Tieren; unten: Weibchen, Einzeltiere, Kurvenmaxima = Gravidität.

heute – zumindest in großen Zügen und für das männliche Geschlecht – im wesentlichen wohl als geklärt gelten. Wir folgen Angaben von LEUTHARDT (1955).

Im Hypophysenvorderlappen werden neben dem Wachstumshormon auch gonadotrope Hormone gebildet, Hormone also, die ihrerseits die Gonaden zur Hormonproduktion anregen. In den Testes entstehen auf diese Weise u. a. die sog. androgenen Hormone. Diese Hormone sind verantwortlich zu machen für die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale, sie bewirken aber gleichzeitig erhöhte Stickstoffretention und damit verstärktes Wachstum. So findet auch der zweite, mit dem Sexualreifebeginn parallel laufende Wachstumsschub seine Erklärung auf hormonaler Grundlage.

Diese Beziehung zwischen Geschlechtsreife und Wachstumsstimulation rückt nun auch die intensivere Gewichtszunahme der am Jahresanfang gesetzten Tiere in ein klareres Licht. Während die im Juni und später geborenen Männchen (Weibchen ab Juli) nach Abklingen der vom somatotropen Hormon ausgehenden Wachstumsanre-

gung die Gewichtszunahme bei dem oben genannten Niveau einstellen, führt das Körperwachstum der im Frühjahr Geborenen über diesen Bereich hinaus, unzweifelhaft deshalb, weil hier infolge frühen Eintritts der Sexualreife auch der Wachstumsschub der Adoleszenz früh wirksam wird. 1. und 2. Wachstumsphase folgen hier einander unmittelbar. Erst bei Verzögerung der Fortpflanzungsreife (bei den im Sommer geborenen Tieren) treten beide Phasen deutlich in Erscheinung.

Einen unerwarteten Verlauf nimmt nun das Körperwachstum der am Jahresanfang geborenen Männchen zu Beginn des zweiten Kalenderjahres. Obwohl diese Tiere noch im Geburtsjahre geschlechtsreif werden und im Zusammenhange damit auch höhere Körpergewichte erreichen, setzt bei ihnen — im gleichen Maße wie bei den später geborenen, noch nicht fertilen Tieren — am Anfang des folgenden Jahres die Gewichtszunahme erneut ein. Entsprechende Beobachtungen an anderen freilebenden Kleinsäugern liegen nicht vor. Eine Nachprüfung dieses Befundes erscheint um so mehr geboten, als sich aus den Ergebnissen solcher Untersuchungen Grundsätzliches zum Wachstumsverlauf und Wachstumsabschluß bei Säugetieren, speziell bei Kleinsäugern, wird aussagen lassen. Bei aller gebotenen Zurückhaltung in der Bewertung des obigen Befundes ist also die Auffassung vertretbar, daß an eine Vollendung der Sexualreife ein Wachstumsabschluß nicht geknüpft ist. Das Körperwachstum kann — wie im Falle der Steppenwühlmaus — zu einem späteren Zeitpunkte wieder aufgenommen werden, oder aber es setzt sich — wie Rausch (1961) jüngst für *Ursus americanus* hat zeigen können — über das Pubertätsstadium hinaus weiter fort.

Zusammenfassung

1. Untersucht wurden zwischen Mai 1959 und März 1961 an 73 Steppenwühlmäusen, *Microtus (Phaeomys) brandti,* einer Freigehegepopulation, Lebensweise, Verhalten, Fortpflanzungsleistung und Körperwachstum. Das Ausgangsmaterial stammt aus der Inneren Mongolei.
2. *Microtus brandti* lebt in echten sozialen Verbänden. Er hat in Verbindung damit eine Reihe kennzeichnender Verhaltensweisen entwickelt (Warnruf, Kontaktbedürfnis, „identification kiss", gemeinsames Anlegen des Winterbaus).
3. *Microtus brandti* repräsentiert den Typ eines Steppennagers (Tages-Aktivität, sozialer Verband, Männchenmachen, Augenstellung, Augentier, Haarkleidfärbung u. a.). Er gleicht in Lebensweise, Verhalten und z. T. im Aussehen weitgehend anderen Steppenformen wie *Cynomys, Marmota, Citellus, Ctenodactylus, Lagostomus.* Es liegt hier ein Beispiel dafür vor, wie „gleiche Anforderungen der Lebensräume oder der Funktion unabhängig von jeder phylogenetischen Verwandtschaft" (Remane 1952) zur Ausbildung gleicher „Lebensformtypen" führen können.
4. Hinsichtlich Fortpflanzungsleistung und Wachstum und natürlich auch der Molarenstruktur erweist sich die Steppenwühlmaus als echter Microtine.
5. Die Fortpflanzungsperiode liegt zwischen Mitte Februar und Anfang August. Die durchschnittliche Wurfgröße wird (nach Labormaterial) mit fünf (n = 22) angegeben. Die maximale Wurfleistung pro Weibchen und Fortpflanzungsperiode beträgt 4 (5?). Als mittlere Wurfleistung errechnet sich ein Wert von zwei (n = 12). In 75 % aller Fälle folgen die Würfe in einem ca. 3-Wochen-Abstand (post-partum-copula). Der Eintritt der Geschlechtsreife ist abhängig vom Geburtstermin. Im Frühjahr geborene Tiere erlangen schon im Alter von 3—4 Wochen die Fortpflanzungsreife (Weibchen). Die ab Juli gesetzten werden erst im folgenden Jahre paarungsfähig. Für Männchen gilt entsprechendes.
6. Das Körperwachstum der Steppenwühlmaus verläuft diskontinuierlich. Es sind zwei Wachstumsphasen gegeben, die vermutlich der unmittelbaren Steuerung endokriner Drüsen unterliegen. Für das Säuglings- und Jugendwachstum wird das somatotrope Hormon verantwortlich gemacht (1. Wachstumsphase). Die zweite Wachstumsphase wird zum Sexualreifebeginn in Beziehung gesetzt (Wachstumsschub der Adoleszenz). Unterbleibt im Jahre der Geburt die Ausbildung der Geschlechtsreife, dann kommt es zu einer Wachstumsstagnation bei relativ niedrigem Körpergewicht (Männchen: 25—31 g, Weibchen: 20—25 g). Erst am Anfang des zweiten Kalenderjahres setzt das Wachstum erneut ein, offenbar unter dem Einfluß von in den Testes gebildeten wachstumsstimulierenden Hormonen. Dem Wachstumsschub zu Beginn des zweiten Kalenderjahres unterliegen auch die bereits geschlechtsreifen Tiere. Es wird die Auffassung vertreten, daß die Vollendung der Sexualreife mit keinem Wachstumsabschluß verbunden zu sein braucht.

Summary

1. Habits, social behaviour, reproduction rate and body growth were investigated in a confined, out-door caged population of *Microtus (Phaeomys) brandti*. The study was carried out from May 1959 to March 1961. The material was derived from specimens from Inner Mongolia.
2. *Microtus brandti* lives in social communities. Corresponding to this, it has developed some characteristic habits: acoustic warning-signal, desire of physical contact with each other, identification kiss and the joint digging of a winter burrow.
3. *Microtus brandti* represents the type of a prairie-rodent (Steppennager): diurnal activity, social community, „Männchenmachen", position of eyes, colour of coat, etc. In this respect it resembles *Cynomys, Marmota, Citellus, Ctenodactylus, Lagostomus. Microtus brandti* may be quoted as an example, how „gleiche Anforderungen der Lebensräume oder der Funktion unabhängig von jeder phylogenetischen Verwandtschaft" (Remane 1952), may lead to the formation of the same „Lebensformtypen".
4. In respect to reproduction rate, body growth and pattern of molars *M. brandti* proves to be a true microtine.
5. Reproduction takes place between mid-March and the beginning of August. The average litter size (n = 22) is five (based on laboratory material). The maximum number of litters per female and per reproduction period amounts to 4 (5?). The average number of litters per female is two (n = 12). A three-week-intervall between parturitions (post-partum-copula) is confirmed in 75 per cent of all cases. The beginning of sexual activity depends upon the time of birth: Spring born animals become fertil at 3—4 weeks of age (female). Those born after June do not become fertil until the following year. For males the same is ascertained.
6. Body growth of *M. brandti* is found to occur discontinuously. Two growth phases are to be distinguished. In the course of the first, a maximum body weight of 31 g in males, and of 25 g in females is reached. (1. growth phase). During autumn the animals stop growing (Wachstumsstagnation). In the early spring of the following year, a sudden weight increase takes place again (Wachstumsschub der Adoleszenz). Within a short time fully adult weights are reached. We are inclined to think it probable, that this mode of growth is due to hormones, produced in the endocrine glands (pituitary system and gonads). Those animals not reaching fertility in the year of birth (the summer born), stop growing at an early stage (max. 31 g). Spring born animals reach heavier weights in the year of birth, but conclude growing too. In the following spring, however, all animals begin the growth cycle again.

Résumé

La manière de vivre, la reproduction et la croissance du corps de Microtus brandti seront recherchés dans une population, qui était separée dans la nature. M. brandti vive dans des communions sociales (colonies) et en relation avec ça, il a developpé quelques particularitées charactéristiques. – M. brandti représente le typ d'un rongeur des steppes (la position des yeux, „Männchenmachen", l'activité diurne, la formation des colonies). Avec tout ça, il semble Cynomys, Marmota et des autres formes des steppes entre les rongeurs. A l'égard de la capacité de la reproduction et la croissance du corps M. brandti se montre comme un vrai Microtine.

Literatur

Allen, G. M. (1940): Natural History of Central Asia, Vol. XI: The Mammals of China and Mongolia, Part 2, The Americ. Mus. Nat. Hist., New York. — Asdell, S. A. (1946): Patterns of Mammalian Reproduction. Comst. Publishing Co., Inc. Ithaca, New York. — Baschenina, N. W. (1953): Zur Frage der Altersbestimmung der Feldmaus *(Microtus arvalis* Pall.); Zool. J. **32**, 730–743 (russ., i. Übers. vorgelegen). — Becker, K. (1958): Die Populationsentwicklung von Feldmäusen *(Microtus arvalis)* im Spiegel der Nahrung von Schleiereulen *(Tyto alba); Z.* f. angew. Zool. 45, 403–431. — Bonner, J. (1950): Plant biochemistry; Acad. Press, N. Y. — Bopp, P. (1955): Der Schrei des Murmeltieres als akustische Territoriumsmarkierung; Säugetierkdl. Mitt. **3**, 28. — Bourliere, F. (1954): The natural history of mammals; Alfred A. Knopf Verlag, N. Y. — Brambell, F. W. R. u. Rowlands, J. W. (1936): Reproduction of the bank vole *(Evotomys glareolus)* I. The oestrus cycle of the female; Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 226, 71–97. — Brown, L. E. (1954): Small mammal populations at Silwood park Field centre, Berkshire, England, J. Mammal. **35**, 161–176. — Chitty, D. (1952): Mortality among voles *(Microtus agrestis)* at lake Vyrnwy, Montgomeryshire, in 1936–39; Phil. Trans. Roy. Soc. London B, **236**, 505–552. — Clarke, J. R. (1955):

Influence of numbers on the reproduction and survival in two experimental vole populations; Proc. Roy. Soc. B, 114, 68–85. — Dawaa, A. A. (1961): Beobachtungen an Brandt's Steppenwühlmaus *(Microtus brandti* Radde) in der Mongolischen Volksrepublik; Z. Säugetierkde. **26**, 176–183. — Decoursey, G. E. (1957): Identification, ecology and reproduction of *Microtus* in Ohio; J. Mammal. 38, 44–52. — Dieterlen, F. (1961): Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, *Acomys cahirinus dimidiatus* Cretzschmar; Z. Säugetierkde. **26**, 1–13. — Eibl-Eibesfeld, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere; Handb. d. Zoologie 8, 12. Liefrg. — Frank, F. (1953): Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen *(Microtus arvalis* Pallas); Zool. Jb. (Syst.) 82, 95–136. — Frank, F. (1954): Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas), Teil 1: Gehegeversuche; Zool. Jb. (Syst.) 82, 354–404. — Frank, F. (1956): Das Fortpflanzungspotential der Feldmaus – eine Spitzenleistung unter den Säugetieren; Z. Säugetierkde. **21**, 176–181. — Frank, F. u. Zimmermann, K. (1957): Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis (Pallas);* Zool. Jb. (Syst.) **85**, 283–300. — Greenwald, G. S. (1956): The reproduction cycle of the field mouse, *Microtus californicus;* J. Mammal. 37, 213–222. — Hoffmann, R. S. (1958): The role of reproduction and mortality in population fluctuations of the vole *(Microtus);* Ecol. Monogr. **28**, 79–109. — Kalela, O. (1957): Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.); Ann. Acad. Scient. Fennicae, Ser. A, IV, Biologica 34, 1–60. — Karasewa, E. V. et al. (1957): The *Microtus oeconomus* inhabiting the neighbourhood of the lake Nero in Yaroslaw; Ber. Mosk. Ges. Naturf., Abt. Biol. **62**, 5–18 (russ. m. engl. Zus.). — King, J. A. (1955): Social behaviour, social organization, and population dynamics in a black-tailed prairiedog town in the black hills of South Dakota; Contr. Lab. Vert. Biol. 67, 1–123. — Kock, D. u. Schomber, H.-W. (1961): Beitrag zur Kenntnis der Lebens- und Verhaltensweise des Gundi, *Ctenodactylus gundi* (Rothmann, 1776); Säugetierkdl. Mitt. **9**, 165–166. — Kramer, G. (1950): Über individuell und anonym gebundene Gemeinschaften der Tiere und Menschen; Studium Generale **3**. — Leuthardt, F. (1955): Lehrbuch der Physiologischen Chemie; W. d. Gruyter u. Co., Berlin, 12. Aufl. — Manning, T. H. (1956): The northern red backed mouse, *Clethrionomys rutilus* (Pallas) in Canada; Nat. Mus. of Canada, Bull. 144, 1–60. — Müller-Using, D. (1954): Beiträge zur Ökologie der *Marmota m. marmota* (L.); Z. Säugetierkde. **19**, 166–177. — Müller-Using, D. (1956): Zum Verhalten des Murmeltieres *(Marmota marmota* [L.]); Z. f. Tierpsychol. **13**, 135 bis 142. — Ognew, S. I. (1950): Die Säugetiere der UdSSR und der Nachbarländer, Bd. 7; Moskau-Leningrad (russ., in Übers. vorgelegen). — Ostermann, K. (1956): Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden; Zool. Jb. (Phys.) **66**, 355–388. — Parkes, A. S. (1923): Studies on the sex ratio and related phenomena, I. Foetal retrogression in mice; Proc. Roy. Soc. B, **95**, 551–558. — Pelikan, J. (1959): Fortpflanzung, Populationsdynamik und Gradationen der Feldmaus. In: Kratochvil: Hrabos polni, *Microtus arvalis;* Verl. d. Tsch. Akad. d. Wiss., VED Prag (tsch. m. deutsch. Zus.). — Psenner, H. (1960): Das Verhalten der Murmeltiere *(Marmota m. marmota)*, insbesondere von Mutter und Jungen im Bau; Säugetierkdl. Mitt. 8. 144–148. — Ranson, R. M. (1941): Prenatal and infant mortality in an laboratory population of voles *(Microtus agrestis);* Proc. Zool. Soc. London A, **111**, 45–57. — Rausch, R. L. (1961): Notes on the Black Bear, *Ursus americanus* Pallas, in Alaska, with particular Reference to Dentition and Growth; Z. Säugetierkde. **26**, 75–107. — Reichstein, H. (1959): Populationsstudien an Erdmäusen, *Microtus agrestis* L. (Markierungsversuche); Zool. Jb. (Syst.) 86, 367–382. — Reichstein, H. (1960): Untersuchungen zum Wachstum und zum Fortpflanzungspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1778); Diss. Humboldt-Univ. Berlin, 153 S. — Reichstein, H. (1960a): Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.) (Markierungsversuche); Z. Säugetierkde. **25**, 150–169. — Remane, A. (1952): Grundlagen eines natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Systematik; Leipzig. — Stein, G. H. W. (1950): Über Fortpflanzungszyklus, Wurfgröße und Lebensdauer bei einigen kleinen Nagetieren; Zt. Schädlingsbek. **42**, 1–10. — Stein, G. H. W. (1958): Die Feldmaus; Die Neue Brehm Bücherei, Heft 225. — Steiniger, F. (1950): Beiträge zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte; Zt. f. Tierpsychol. 7, 356–379. — Tembrock, G. (1956): Tierpsychologie; A. Ziemsen Verlag, Wittenberg (Lutherstadt). — Wasilewski, W. (1956): Untersuchungen über die Veränderlichkeit des *Microtus oeconomus* Pall. im Bialowieza Nationalpark; Ann. Univ. M. Curie.-Sklod. C, 355–386. — Wijngaarden, A. v. (1954): Biologie en bestrijding van de woelrat, *Arvicola terrestris terrestris* (L.) in Nederland; Proefschrift, Rijksuniv. te Leiden. — Wijngaarden, A. v. (1960): The population dynamics of four confined populations of the continental vole *Microtus arvalis* (Pallas); Versl. Landbouwk. Onderz. No. 66. 22, 1–28. — Wrangel, H. v. (1939): Beiträge zur Biologie der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.); Z. Säugetierkde. 14, 52–93. — Zimmermann, K. (1955): Zum Murmeltierschrei bei Annäherung eines Menschen; Säugetierkdl. Mitt. **3**, 125.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Reichstein, Kiel, Neue Universität, Institut f. Haustierkunde